

Belichtungsversuche an einer stygobionten Milbe (*Stygothrombium* Viets, 1932)

(Acari, Stygothrombiidae)

Von Egon Popp

Popp, E. (1991): Observations of a stygobiontic water mite under laboratory exposition of light (*Stygothrombium* Viets, 1932) (Acari, Stygothrombiidae). – Spixiana 14/2: 159–168

An apparently new species of a stygothrombiid water mite has three photoreceptors under the diaphanous dorsal integument. Their triangular arrangement enables at least a crude determination of the spatial distribution of light which is essential to live in a bright-black environment as is the outward sandy bed of the native brook.

Dr. Egon Popp, Zoologische Staatssammlung München, Münchhausenstr. 21, W-8000 München 60, Germany

Einleitung

Die meisten Hydrachnellen besitzen „vier Augen, paarweise bald mehr den Rumpfsseiten, bald mehr der Medianlinie genähert liegend. Als fünftes Auge kommt mitunter ein Medianauge hinzu (von manchen Hydracarologen leider irreführend Frontalorgan genannt), das in Einzelfällen überaus kümmerlich entwickelt sein kann“ (Vitzthum 1943; dort eine Übersicht vom Bau der Lichtsinnesorgane einzelner Arten). Stygobionte Wassermilben gelten als blind, wobei die „angeborene“ Blindheit häufig nur vom Aufenthalt in fettlöslicher Konservierungsflüssigkeit herrührt. Das Medianauge von *Hydryphantes dispar* ist eine aus 7–9 „Stäbchenzellen“ gruppierte Pigmentscholle mit umgrenzenden Integumentpapillen (v. Schaub 1888). Trotz Linsen und Rhabdome können die Wassermilben weder Formen noch Bewegungen wahrnehmen. Auf Beutetiere oder Geschlechtspartner werden sie nur durch Berührung aufmerksam (Böttger 1962 a). Negative und positive Phototaxis sowie eine Licht Rückenreaktion (= Transversalphototaxis Schwoerbel 1967) hat Böttger (1962 b) bei mehreren limnicolen Arten beschrieben. Das Frontalorgan Vitzthum's (1943) ist dank der Darstellung Lang's (1905) doch ein Medianauge und kommt bei Hydrachnellen und vielen Trombidiformen vor.

Lage und Form der Augenflecken

Stygothrombium G (Griesenbach)* hat drei rubinrote Augenflecken (Abb. 2). Im Auflicht schimmern sie wie ein Rückstrahler. An beiden (dorsalen) Schulterecken des Propodosoma liegt je ein ovaler

* Es handelt sich um eine neue Art aus dem Griesenbach/Chiemsee. Eine Neubeschreibung folgt, sobald weitere Entwicklungsstadien entdeckt sind.

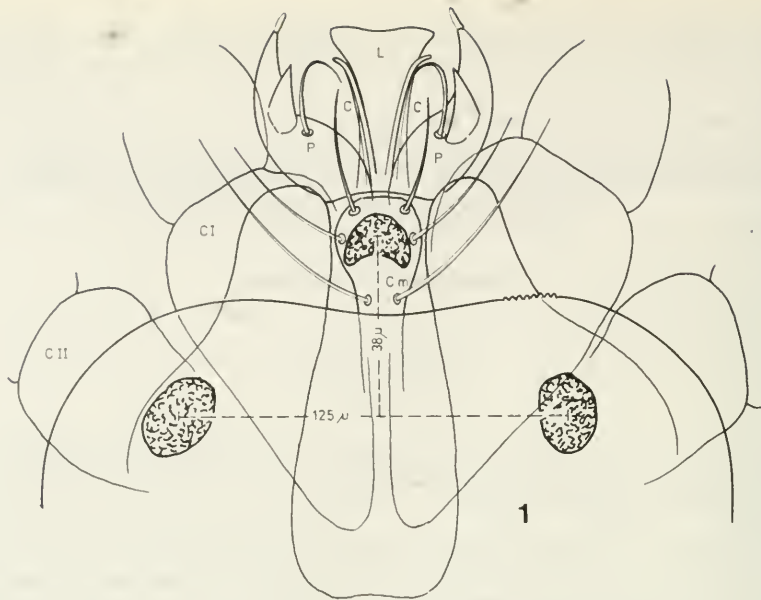


Abb. 1. *Stygotbrombium* G, Weibchen, dorsal. Die beiden (roten) Augenflecken in den Propodosomaschultern und der mediane Augenfleck in der Crista metopica (Cm). C I, C II – Coxen I und II; P – Pedipalpen; C – Cheliceren; L – Unterlippenschaukel.



Abb. 2. *Stygotbrombium* G, Weibchen dorsal mit den 3 Augenflecken: Al, Ar, Am; M – Mundorgan (Foto von Präparat unter hohem osmotischen Druck).

Augenfleck von $15\ \mu$ Längsdurchmesser $4\ \mu$ unter der durchsichtigen Papillenhaut. Ein caudad konkaver, nierenförmiger Augenfleck liegt direkt unter dem vorderen durchsichtigen Teil der Crista metopica (Abb. 1). Jeder Fleck ist eine Ansammlung von etwa 80 Pigmentschollen auf einer Fläche von $1200\ \mu^2$. 5–10 solcher Schollen sind bananenförmig, $4\ \mu$ lang und im konkaven, inneren Bogen bei frischgefangenen Milben violett-schwarz pigmentiert. Im caudalen Teil der beiden Schulterflecken sieht man ein unpigmentiertes, nach hinten offenes, U-förmiges Chitingebilde von doppelter Größe wie die Pigmentschollen, welches an eine Linse denken läßt ("in many pigment-cup eyes a lenslike body overlies the retina" – Atema 1988: 410). Die einzelnen Pigmentschollen scheinen zudem von einer lichtverstärkenden Schicht unterlegt zu sein („interferential reflector“ – Atema: 415). Die rubinrote Reflexionsstrahlung der Augenflecken verringert sich beim sterbenden Tier und verlöscht beim toten nach 15 Minuten. Nach einigen Stunden werden die Augenflecken graubraun. In Konservierungsflüssigkeit (Viets', Alkohol, Formalin, Milchsäure) verschwinden die Augenflecken innerhalb von Minuten ganz. In konzentrierter Saccharoselösung werden sie schwarz. Im Integument über den Augenflecken ist keine (hilfsoptische) Veränderung zu erkennen. Da die Milbe den vorderen Propodosomaabschnitt sowie, getrennt, den rostralen Teil einziehen kann, sind die Augenflecken geschützt, aber wegen der durchsichtigen Körperhaut trotzdem funktionsfähig, wie Versuche zeigten.

Versuchsbeschreibung

Die Lichtempfindlichkeit von *Stygotrombium* G wurde mit drei verschiedenen Lichtwellenlängen geprüft:

1. mit Infrarotlicht von $950\ \text{nm}$ ($= 0,95\ \mu$; $9500\ \text{ÅE}$) aus einer 2fach IR-Sendediode LD 273 (30 mW) im Spezialreflektor ($f = 30\ \text{mm}$) über einen Lichtwellenleiter (Hirschmann) für punktuelle, ausrichtbare Beleuchtung der Milbe von dorsal und/oder ventral.
2. mit weißem (sichtbarem) Licht vom glühenden Wolframwendel ($= 3000^\circ\ \text{K}$) um $0,6\ \mu$ Wellenlänge aus einer Osram Halogen-Niedervoltlampe (6 V, 10 bzw. 20 W) in einer Mikroskopierlampe von oben bzw. vom eingebauten Leuchttisch von unten. Zur punktuellen Beleuchtung wurde eine doppelarmige Lichtleiterlampe Schott KL 150 B verwendet. Zur Messung der Beleuchtungsstärke in Lux ($= \text{lx} = \text{lm}\cdot\text{m}^{-2}$) diente ein Minolta Flash Meter IV und ein Lutron Lux Meter LX 101.
3. Mit UV-Licht aus einer Mineralight UVS II ($0,26\ \mu$) bzw. dem herausgebrochenen Quarzbrenner einer Höhensonne ($= 0,3\ \mu$). Die geringe Lichtdichte der Mineralight-Lampe wurde durch parabolisch gewölbte Aluminiumfolie reflektorisch ausreichend fokussiert. Das Aquarium für die Milbe bestand aus UV-durchlässigem Quarzglas.

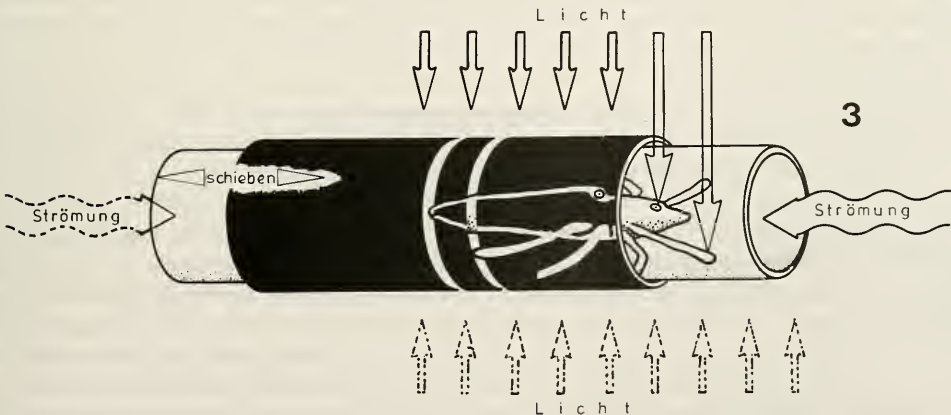


Abb. 3. Versuchsröhrchen für partielle Belichtungen. Maße siehe Text.

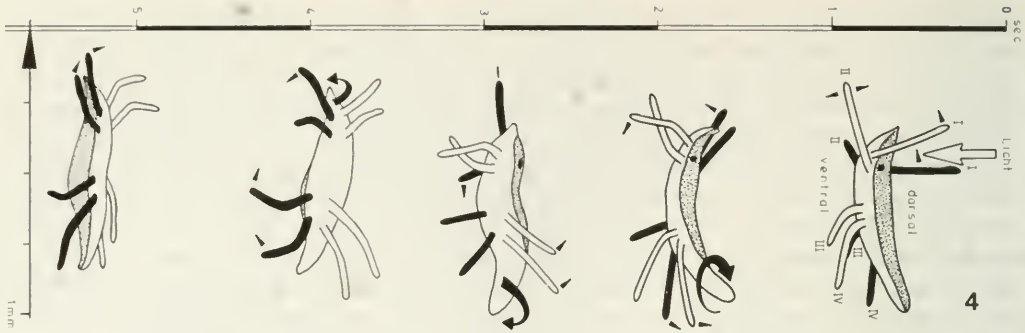


Abb. 4. Wie und in welcher Zeit sich *Stygothrombium* G vom Licht abrollt.

Die Funktion der einzelnen Augenflecken von *Stygothrombium* G wurde geprüft mit:

A. Blattgoldscheibchen, die handelsmäßig $0,3 \mu$ dünn sind und fest auf der papillösen und klebrigen Milbenhaut haften. Blattgold läßt allerdings vom hellen weißen Licht den grünblauen Anteil schwach durchscheinen; das scheint die Milbe nicht wahrzunehmen, weil sie auf mehrlagiges Blattgold nicht anders reagiert, als auf eine Lage. Über dem Mittelaug unter dem Vorderrand der Crista metopica hält Blattgold wegen der langen, steifen Borsten (1 poil anteromédiän und 1 Paar Trichobothrien; sensu Vercammen-Grandjean 1980), die dort entspringen, schlecht. Deshalb ließ sich mit Blattgold zuverlässig nur die Wahrnehmlichkeit der Seitenaugen prüfen.

B. zwei Glasröhrchen, von denen das weitere, schwarze auf einem engeren, durchsichtigen verschiebbar war. Diese Röhrchengarnitur (Abb. 3) wurde mit zwei unterschiedlichen Kalibern gewählt:

a) mit einem Innendurchmesser des engeren Röhrchens von $0,5 \text{ mm}$, worin die Milbe sich vor und zurück bewegen, aber nicht wenden konnte,

b) mit einem Innendurchmesser von 2 mm , worin sich die Milbe auch umwenden konnte.

In beiden Größen konnte sich die Milbe ventrad/dorsad (um ihre Längsachse) drehen, was ihr die mit Putzsand leicht angeraute Innenwandung leichter machte.

Das lichtundurchlässige Außenröhrchen hatte zwei durchsichtige, ca 20μ breite Ringe im Abstand von 50μ untereinander, um die Dreh- und Wendebewegungen der Milbe ohne versuchsfälschendes Licht beobachten zu können. Die Beobachtungszonen lagen 200μ bzw. 250μ hinter dem Vorderrand des Außenröhrchens. Das Schieberöhrchen war 3 cm , das Milbenröhrchen 6 cm lang.

Ein Wasserstrom (Münchener Leitungswasser, pH 7,6; $450 \mu\text{S}$; 140 d [Gesamthärte = 140 mg CaO]; gekühlt auf 10° C , Strömungsgeschwindigkeit 3 cm/sec) im Milbenröhrchen, konnte als zusätzlicher Einflußfaktor vorne oder hinten am engeren Röhrchen angeschlossen werden, so daß er die Milbe caudal oder rostral traf. Beim Strömungsversuch diente die Lichtleiterlampe von Schott (2.) als Lichtquelle.

V Versuchsergebnisse

1. Die transversale Orientierungsreaktion

Stygothrombium dreht sich auf den Rücken (Schwerkraft unten), wenn das Mikroskopierlicht (3800° K bei 1000 Lux) von oben kommt und wendet sich innerhalb von 5 Sekunden wieder in die Bauchlage zurück, wenn stattdessen das gleiche Licht von unten kommt. Die Milbe zeigt deutlich den sogenannten (negativen) Lichtückenreflex (Abb. 4). Wie rasch sie ermüdet und wann sie erschöpft ist, zeigt Abb. 5. Die Erschöpfung läßt sich auch durch Erholungspausen nicht wesentlich verzögern. Öfter als 8–12 mal kann sich ein Individuum, das sich (laborbedingt) nicht in natürliches, sandiges Substrat zurückziehen kann, nicht umdrehen. Möglicherweise kommt die Produktion von Sehporpur dem Bedarf nicht nach. Ohne den Abwendreflex Folge leisten zu können – wenn sie nämlich

zwischen zwei Polyamid-Gittern (Planktonnetz, 125 μ Maschenweite; Abb. 6) gefangen ist –, stirbt die Milbe innerhalb einer halben Stunde im Licht. Sie versucht auch, aus dem Lichtkreis des Glasfaser-Lichtleiters mit Vorsatzblende zu kriechen. Als Sandwich zwischen zwei gleichen Gitternetzen lebt sie dagegen wochenlang im Dunklen. Dabei hält sie sich mit den Beinen jeweils einer Körperseite an einem über bzw. unter ihr liegendem Gitternetz fest, ungeachtet der Schwerkraftorientierung. Diese und der Lichtrückenreflex treten also getrennt in Erscheinung und beeinflussen sich nicht.

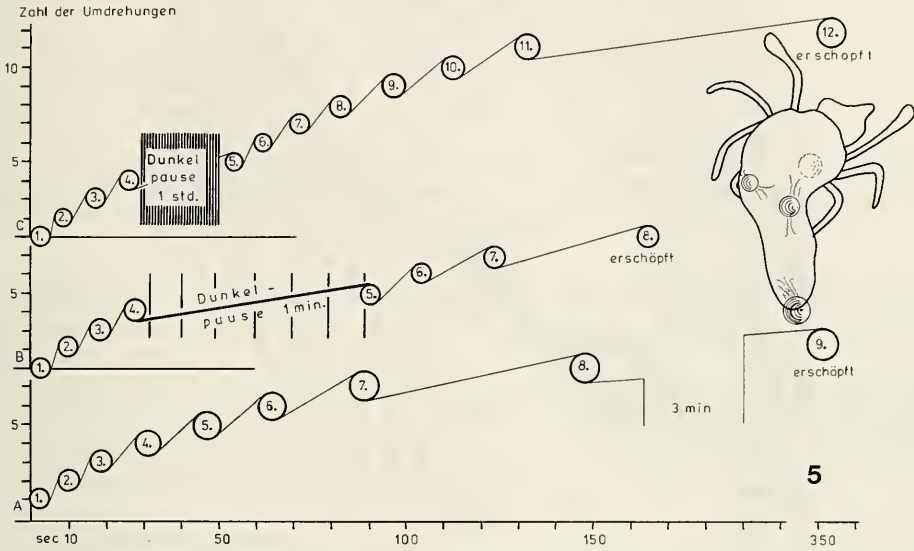


Abb. 5. Das Decrement des Lichtrückenreflexes bei *Stygotrombium* G ohne (A) und mit verschiedenen langen Erholungs-(Dunkel-)pausen (B, C). Die eingezeichnete Milbe ist lichtgeschädigt und preßt Luftblasen aus.

2. Reaktionen bei unverdeckten Augen

Stygotrombium versucht, im Glasröhrchen nach vorn (rostrad) zu kriechen, wenn man es nur schwächstem Beobachtungslicht (100 Lux) aussetzt. Es legt dabei in einer Minute 2–3 mm zurück; wenn es einer Wasserströmung gegenan kriecht, sind es 8–10 mm. Während des Versuchs muß man also das schwarze Röhrchen ständig nachschieben. Kommt die Strömung von hinten, trifft also auf das Opisthosoma-Ende, versucht die Milbe sich umzuwenden, was ihr im weit kalibrierten Röhrchen gelingt, im engen nicht. In diesem machen die Rückwärtsbewegungen keine Strecke gut; das Tier schiebt sich in sich zusammen und verstopft zuletzt mit seinem weichen Körper das ganze Röhrchen. Es ist daher notwendig, bei Belichtungsversuchen mit und ohne Wasserströmung zu unterscheiden.

In dem Augenblick, da die 3 Augen der vorher dunkel gehaltenen Milbe von oben (dorsal) vom Licht getroffen werden, stoppt sie die Bewegung ihrer Beine, beschleunigt dann aber ihren Vorwärtsgang, bis sie das Ende des Röhrchens erreicht. Steckt das Röhrchen in durchsichtigem Glassand, so vergräbt sich die Milbe dort und hält still. Übereinandergeschichtete und durch Erwärmen dachförmig gebogene Planktonnetzflächen genügen ihrer Thigmotaxis ebenso. Das Kaliber des Aufenthaltsröhrchens spielt dabei keine Rolle.

Kommt das Licht (mindestens 3 Sekunden lang) von vorn, also früher auf das Mittelaug als auf die Seitenaugen, dann krümmt sich die Milbe in einem weiten Röhrchen dreimal so oft nach oben (dorsal) als nach unten (ventrad) weg. Licht von hinten zeigt keine Wirkung, ebensowenig Blitzlicht.

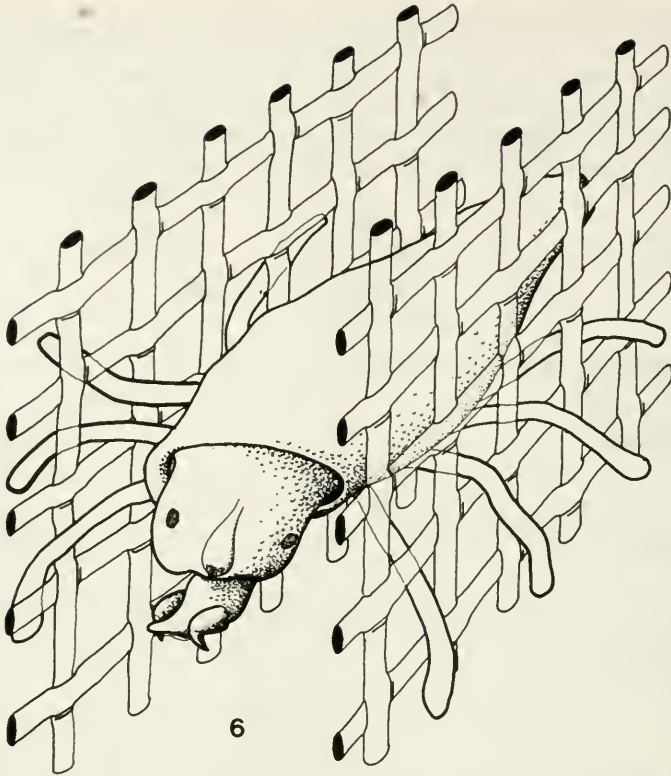


Abb. 6. *Stygotrombium* G verklammert sich in den Maschen des Planktonnetzes und stellt dank idiothetischer Informationen über das Formbegreifen Kriechbewegungen ein.

Trifft das Licht von unten (ventral) auf die Milbe im Glasröhrchen, so dreht sie sich während ihrer Vorwärtsbewegung um.

3. Reaktionen bei verdeckten Augen

a) Strömungsversuch ohne Belichtung

Bei verdeckten Seitenaugen und blindem Mittelaugen kriecht die Milbe gegen die Strömung an, wenn diese von vorn kommt (vgl. 2.) und bedächtig rückwärts, ohne sich umzudrehen, wenn die Strömung von hinten kommt, auch wenn das Röhrchen weit ist (im Gegensatz zu 2.). Offenbar wähnt sich die Milbe erst wirklich im Dunkeln, wenn alle Augen abgedeckt sind; in 2.) hat sie wohl noch das schwache Beobachtungslight (100 Lux + Zimmerlicht) gestört.

b) Belichtungsversuch ohne Wasserströmung

Wenn beide Seitenaugen mit Blattgold abgedeckt sind und die Milbe sich für wenigstens einen Dunkeltag in 5° kaltem Wasser beruhigen konnte, kriecht sie im Röhrchen langsamer und anscheinend unsicherer nach vorn und versucht, sich um ihre Körperachse zu drehen, sobald die Belichtung nicht mehr von oben, sondern von unten kommt. Die Drehbewegung gelingt nur bis um 45°.

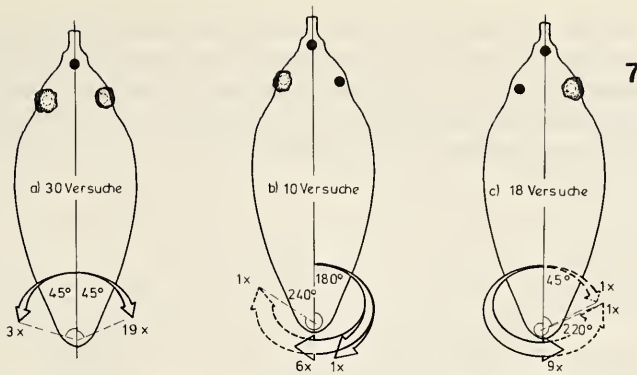


Abb. 7. Die Auswirkungen von Blattgold-Abdeckungen einzelner Augen von *Stygotrombium* G auf Abrollrichtung und -winkel sowie die Seitenpräferenz bei dorsalem Licht. Links) beide Seitenaugen sind abgedeckt. Mitte) das linke, Rechts) das rechte Seitenauge ist abgedeckt.

Wenn bei gleicher Nachruhe nur das linke Seitenauge abgedeckt ist, dreht sich die Milbe ausschließlich nach rechts und zwar vollständig um 180° . Analog erfolgt eine Linksdrehung bei abgedecktem rechten Auge (Abb. 7).

Das Mittelauge läßt sich mit einer Blattgoldfolie nicht flächenbündig abdecken, weil die vorderen Borsten der Crista metopica zu starr sind und nach vorne ragen. Nimmt man aber ein großes Stück Blattgold, welches die Borsten niederdrückt, so streift es die Milbe nach wenigen Minuten ab, indem sie beharrlich ihr ganzes Opisthosoma ein- und ausstülpt.

c) Belichtungsversuche mit Wasserströmung

Die von vorn angeströmte Milbe mit einem oder beiden abgedunkelten Seitenaugen, aber beleuchtetem Mittelauge kriecht in einem weiten Röhrchen „bedächtig“ nach rückwärts, ohne sich umzuwenden; das tut sie nicht, wenn es für kurze Zeit (siehe 3. a) gelingt, zusätzlich das Mittelauge abzudecken, wenn sie also blind ist.

Diskussion der Ergebnisse

Stygotrombium G reagiert auf weißes Licht, aus dem für Menschen sichtbaren Spektrum unmittelbar mit „zweckmäßigen“ Bewegungen und Bewegungsänderungen, auf UV-Licht mit „unzweckmäßigen“, gestörten Bewegungen und Fluchtversuchen, auf IR-Licht verzögert mit Kontraktionen der bestrahlten Körperstellen bzw. des ganzen Körpers. Da die Augen und die Augenregion nicht anders reagieren als die Körperoberfläche allgemein, ist anzunehmen, daß IR-Licht, besonders wenn es gebündelt auftrifft, als (unangenehme?) Wärme empfunden wird; aber das Umgebungswasser kühlt wohl lokale Erwärmung, bevor sie gefährlich wird.

UV-Licht irritiert die Sensoren oder die erregungsverarbeitenden Erfolgsorgane. Es ist bekannt, wie die mit Lichtpigmenten ausgestattete Mikro- und Mesofauna der Gewässer durch kurzwelliges Licht verwirrt wird. Bei der Versuchsmilbe wird der Drehreflex um die Körperachse zum ständigen Hin- und Herkrümmen bis zur Erschöpfung; das Tier ist für weitere Lichtversuche nicht mehr geeignet.

Weißes Licht unseres Wahrnehmungsspektrums wird eindeutig bis zu einer Leuchtdichte (cd/m^2) von $3 \cdot 10^{-5}$ (entspricht einer totalen Schwärzung eines Schwarzweißfilms 50 ASA, Blende 3,5; 2 sec.) wahrgenommen. Es bildet neben der Strömung einen abiotischen Faktor, aus dem die Milbe

ihren Aufenthaltsort erkennen kann. 3 dorsale Augenflecken in Dreieckslage, von denen der mediale vordere tiefer (zentral zur Körperachse) liegt, erlauben ohne eigentliche Hilfseinrichtungen zum Richtungssehen, eine Bestimmung, aus welcher Richtung und in welchem Winkel das Licht einfällt. Sie entsprechen einem minimalen Multisensorensystems oder Raster mit zusätzlichem Zeitdifferenzmeßverfahren und Richtungscharakteristik (sensu Schöne 1980).

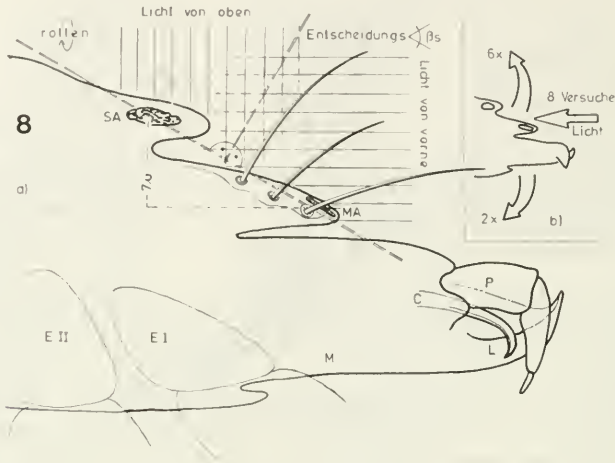


Abb. 8. *Stygotrombium* G, Weibchen, lateral. Die Lage der Augenflecke: ein seitlicher Augenfleck (SA) und der mediale (MA) im dorsoventralen Abstand. a) Licht von oben bis zum Entscheidungswinkel β_s erzeugt Rollen. E I, E II – Epimeren I und II; sonst wie Abb. 1. b) Licht von vorn bis zum Entscheidungswinkel β_s : Versuchsergebnisse.

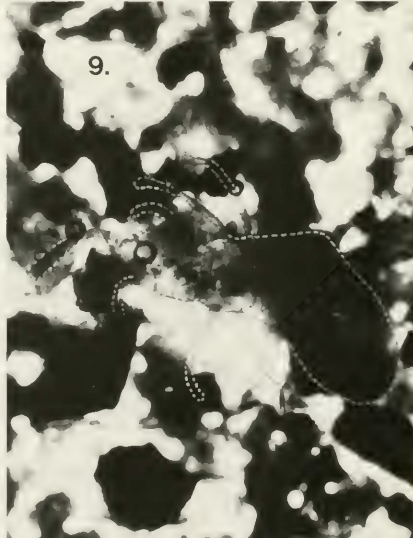


Abb. 9. Der Lebensraum von *Stygotrombium* G mit Blick zum Sonnenlicht. Kontrastreicher Papierabzug, Milbe durch Umrandung verdeutlicht.

Der Lichtreiz, den die beiden Seitenaugen umsetzen, veranlaßt die Milbe, sich von einer lebensbedrohlichen Schicht ihres Lebensraumes abzuwenden und schließlich zu entfernen. Denn für ein schwimmunfähiges Tier, das sich im dunklen Sandlückensystem eines Fließgewässers aufhält, droht die Gefahr, fortgespült zu werden, weil mit der Helligkeit auch die Strömung zunimmt. Einseitige Abdeckung durch Goldfolie oder, wie in der Natur, durch ein Sandkorn, läßt die Milbe über die belichtete Seite abtauchen. Kommt das Licht (unnatürlicherweise) von vorn, krümmt sich die Milbe öfter dorsad als ventrad ab. Das bringt zwar alle Augen rascher in den Schatten, aber die Milbe selbst näher in einen hellen Bereich, weil doch im Bach das Licht selten von unten kommt. Wann sich die Milbe wegkrümmt, statt abdrehet, hängt vom Lichteinfallswinkel ab: die Senkrechte auf der Verbindungslinie der Seitenaugen zum Mittelauge ist ungefähr der Änderungswinkel (Entscheidungswinkel; vgl. Abb. 8).

Die Milbe pflegt solange zu kriechen, bis ihre vorderen Beine einen festen Halt gefunden haben. Das Gitter eines Planktonnetzes ist offenbar dafür besser geeignet, als eine Glasröhre. Deshalb bewegt sie sich in diesem immer vorwärts, aber schneller, wenn eine Gegenströmung herrscht, selbst wenn Licht von oben kommt. Die Milbe ist bestrebt, dem Gefahrenkomplex Licht/Strömung zu „entgehen“. Licht von vorne bewirkt mit oder ohne Strömung immer Rückzug, der eigenartigerweise geordneter abläuft, wenn ein oder beide Seitenaugen abgedeckt sind: das belichtete Mittelauge scheint den Rückwärtsgang auszulösen.

Stygothrombium G lebt in der oberen, fingerdicken Schicht des Bachgrundes, in der dank der kaum verringerten Strömung die Gesteinslücken zwar bis auf Hohlräume von 1 mm³ aufgefüllt sind, Gesteineteilchen aber durchgespült werden. Die Milbe frißt Steinchen um eine Korngröße von 5 µm, wie ihr Darminhalt zeigt. Tiefere Schichten haben weniger „offenporige“ Hohlräume und knapperes Nahrungsangebot – die Freiwasserschicht würde andere Anpassungseinrichtungen erfordern. Licht und Strömung wahrzunehmen ist für die Milbe daher lebenswichtig (vgl. Schwoerbel 1967).

Das Schwarzweiß-Foto einer naturgetreuen, 2 mm dicken Sandschicht, aufgenommen durch das Stereomikroskop mit diffuser Beleuchtung (15 000 lx) von unten, zeigt auf hartem Papierabzug „Tag/Nacht“-Kontraste auf Flächengrößen um 1 mm², der *Stygothrombium*-Dimension (Abb. 9). Die Lage der Milbenaugen in Dreiecksform erscheint unter diesen Lebensraumverhältnissen äußerst sinnvoll; sie ermöglicht allseitige Wahrnehmung der gefährlichen Lichtschächte und gerichtete Flucht in den Schlagschatten. Diese Umweltsituation für die Milbe gibt Abb. 10 schematisch wieder.

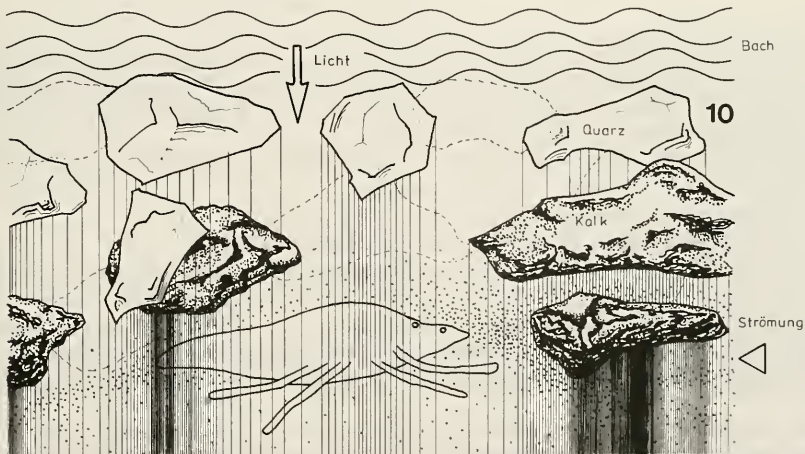


Abb. 10. Der Lebensraum von *Stygothrombium* G in Bezug auf Sonnenlicht.

Wie die Lichtdurchlässigkeit des Substrats, in dem *Stygothrombium* lebt, von der Korngröße und -form und Schichtdicke einerseits, andererseits von der Beleuchtungsstärke abhängt, zeigt Abb. 11. Der deutliche Reaktionsbereich der Milbe(naugen) beginnt, gemäß den Laborversuchen, bei 300 lx, im Lebensraum selbst bei Sonnenlicht und Sandkorngrößen ab 200 μ . Kleinere Korngrößen würden die Milbe verschütten. Wie sie bei bedecktem Himmel und nachts die optimale Substratschicht erkennt, ist unbekannt.

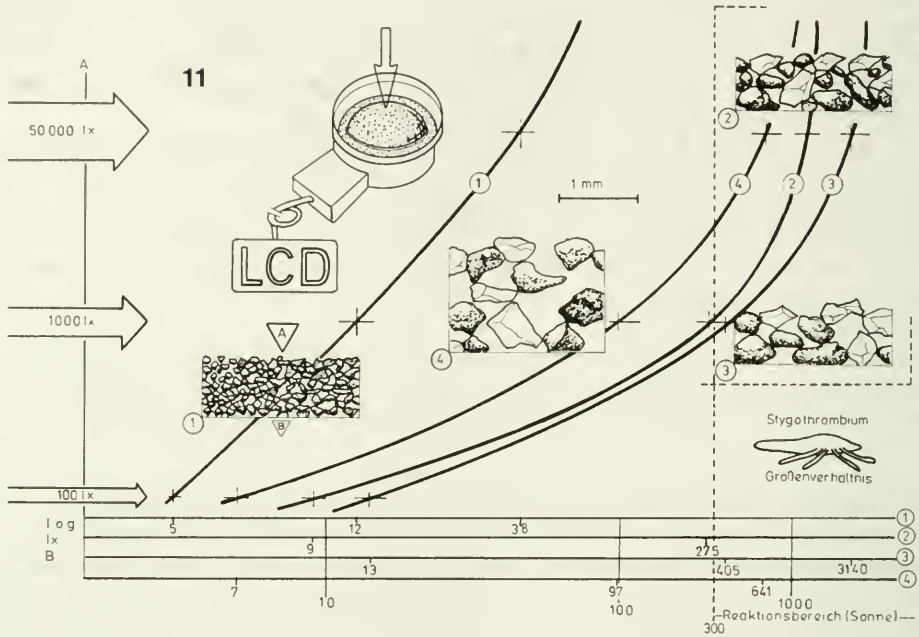


Abb. 11. Die Lichtdurchlässigkeit des Biotops substrats von *Stygothrombium* G in bezug auf Korngröße, Schichtdicke und 3 Beleuchtungsstärken (Ordinate).

Literatur

Atema, J., R. Fay, et al. 1987. *Sensory Biology of Aquatic Animals*. – Springer-Verlag, New York, 936 S.

Böttger, K. 1962a. Zur Biologie und Ethologie der einheimischen Wassermilben *Arrenurus (Megaluracarus) globator* (Müller 1776), *Piona nodata nodata* (Müller 1776) und *Eylais infundibulifera meridionalis* (Thon 1899) (Hydrachnellae, Acari). – *Zool. Jb. Syst.* 89: 501–584.

– 1962b. Die Bedeutung des Lichtes für die Lage- und Richtungsorientierung einiger Süßwassermilben (Hydrachnellae, Acari) – *Zool. Anz.* 169, 11/12: 476–484

Lang, P. 1905. Über den Bau der Hydrachnidenaugen – *Zool. Jb. Anat.* 21

Schöne, H. 1980. Orientierung im Raum – *Wiss. Verlagsges. Stuttgart*, 377 S.

Schwoerbel, J. 1961. Subterrane Wassermilben (Acari: Hydrachnellae, Porohalacaridae und Stygotrombiidae), ihre Ökologie und Bedeutung für die Abgrenzung eines aquatischen Lebensraumes zwischen Oberfläche und Grundwasser. – *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 25: 242–306

– 1967. Das hyporheische Interstitial als Grenzbiotop zwischen oberirdischem und subterranean Ökosystem und seine Bedeutung für die Primär-Evolution von Kleinsthöhlenbewohnern. – *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 33: 1–6

Vercammen-Grandjean, P. H. 1980. Analyse critique de la Systématique de deux Sous-Familles d'Hydracariens: Wandesiinae Schwoerbel, 1961 et Stygotrombiinae Thor, 1935 – *Folia parasit. (Praha)* 27: 151–164

Vitzthum, H. Graf 1943. *Acarina* – *Akad. Verlagsges. Leipzig*, 1011 S.